PLACENTALIA VERSUS EUTHERIA: CONSIDERACIONES SOBRE SU SIGNIFICADO TAXONÓMICO

Jhoann Canto H. y José Yáñez V.
Museo Nacional de Historia Natural
jhoann.canto@mnhn.cl; jose.yanez@mnhn.cl

INTRODUCCIÓN

El paleontólogo David Raup (1992) es uno de los primeros especialistas en analizar estadísticamente la biodiversidad extinta en el tiempo. Al respecto señaló que "*el 99,9% de las especies están extintas*". Dicho de otra manera, en la actualidad sólo existe el 0,1% de las formas de vida que han habitado nuestro planeta en los pasados 3.500 millones de años (Ma) de evolución. Esto indica que, en términos generales, dentro de este 0,1% de especies actuales, los mamíferos son uno de los últimos clados de vertebrados en diversificarse en morfos que habitan la tierra, el aire y los cuerpos de agua. Esta diversidad abarca un rango de masa que va desde los 1,6 g como es el caso del murciélago moscardón *(Craseonycteris thonglongyai)* hasta la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) con sus 120 toneladas.

Según Wilson y Reeder (2005) el número de especies de mamíferos determinadas llega a las 5.416, con posterioridad Wilson y Reeder (2011) señalan que el número aumenta a los 5.750, lo que implicaría un incremento en 334 especies de mamíferos en tan sólo seis años, es decir 55,6 mamíferos nuevos por año. Esto nos plantea tres situaciones que podrían explicar estos valores: 1) que fueron descubiertas nuevas especies (Durbin et al. 2010; Helgen et al.2013), 2) que son el producto de las nuevas revisiones taxonómicas del clado o 3) ambas situaciones (Reeder et al 2007). Estos tres puntos son considerados en el trabajo de Zhang (2011) que distribuye a los mamíferos en tres categorías supraordinales[1]: Subclase Prototheria Gill, 1872 con un Orden que reúne a cinco especies; la Infraclase Marsupialia Illiger, 1811 con siete Órdenes y un total de 343 especies la Subclase Theria con la Infraclase Placentalia Owen, 1837 (=Eutheria) con 21 Órdenes y un total de 5.359 especies. Esto implica que los mamíferos placentarios representan el 93,9 %, del total, mientras que los marsupiales llegan sólo al 6% y los prototerios a un valor mínimo de 0,1 %.

DISCUSIÓN

¿Eutheria o Placentalia?

Un aspecto que es fundamental al momento de abordar el tiempo de origen de los mamíferos, y en este caso de los Placentalia, es comprender claramente en qué momento estamos hablando de mamíferos y qué es un mamífero. Los mamíferos son definidos en torno a dos situaciones. Una en base a un conjunto de caracteres propios, tales como el desarrollo de una cubierta pilosa variable, la alimentación de crías con leche, mandíbula estructurada por una sola pieza ósea (dentario), molar tribosfénico y doble cóndilo occipital. Mientras que la otra se construye mediante el establecimiento de relaciones evolutivas en torno a los caracteres derivados, denominada cladística. En este último aspecto a MacKenna y Bell (1997) definen a los mamíferos como …*Crown group comprising extant monotremes and therians, and their most recent common ancestor and all its descendants*[2]…

En este sentido McKenna y Bell (1997) realizaron una serie de precisiones al respecto de las definiciones que se consideran para la Clase Mamíferos. Estos autores consideran a Mammalia como… *is simply a taxon at a certain hierarchical level, representing the sum of the nested taxa that it contains, actually*

1. Es necesario aclarar que no existe una propuesta única para la taxonomía de los Mammalia. Por ejemplo, si se consideran las especies fósiles la propuesta de MacKenna y Bell (1997) plantea nuevos rangos taxonómicos como la Subclase Theriiformes y eleva a Theria como Supercohorte.
2. Grupo monofilético que comprende a los monotremas existentes, los Theria y su ancestro común más reciente, y todos sus descendientes.

starting with the species level[3]…, taxón que incluye todos los Theria y Monotremata, el último ancestro común de aquellos dos taxones (Placentalia y Marsupialia) y todos los descendientes de ese ancestro. Por otro lado Luo *et al.* (2002) definen a Mammalia como el ancestro de *Sinoconodon*, Monotremata, los Theria basales, más todos fósiles de mamíferos dentro de estos tres taxones.

El clado Mammalia[4] se habría originado en el Triásico-Jurásico. Representantes fósiles de estos serían los Haramiyidae, incluyendo *Thomasia*, con una edad máxima de 218.5 Ma (Meredith *et al*. 2011). Los primeros Placentalia habrían surgido tras las extinciones Cretácico-Paleógeno (KPg) que abrieron la disponibilidad de ecoespacios. Sin embargo el trabajo de O'Leary *et al.* (2013) propone un ajuste mucho más reciente en la cronología del origen de los Mammalia, 166,2 Ma. Esta nueva interpretación de la divergencia del clado de los mamíferos presenta una diferencia de unos 52 Ma. La relevancia, del trabajo de O'Leary *et al.* (2013) proporciona una cuidadosa revisión al trabajar una matriz de 4.541 caracteres fen**ó**micos procedentes de 46 especies fósiles y 40 vivientes, en que se combinaron secuencias moleculares, **á**rboles filogenéticos y datos fósiles. La importancia del análisis de estos datos son claves en las hipótesis de la antigüedad del clado y la evolución de los Placentalia dentro de los mamíferos.

La aproximación desarollada por O'Leary *et al*. (2013) en base al análisis de los caracteres fen**ó**micos estudia cómo las instrucciones genéticas de un sólo gen, o de todo el genoma, se traducen en el conjunto de los rasgos fenotípicos de un organismo[5]. En este contexto, el conjunto de los datos, tanto moleculares, morfológicos, fósiles y las filogenias resultantes fueron integrados en su totalidad con la finalidad de obtener un árbol filogenético que evidenciara la divergencia del clado mamíferos placentarios correlacionados con las edades máximas estimadas por el uso de relojes moleculares, y las dataciones sobre la base de fósiles de mamíferos. Los árboles propuestos fueron evaluados, para determinar la robustez de los mismos, con los métodos Jackknife y Bremer. Una primera consecuencia del trabajo de O'Leary *et al.* (2013) plantea que el fósil cretácico *Eomaia scansoria*, de una antigüedad de 125 Ma, y que era considerado un Eutheria (Ji *et al.* 2002) ya no lo sería. Los nuevos análisis cambian la condición taxonómica y precisan que *E. scansoria* debería ser excluido de los Eutheria, y señalan, además, que la edad más antigua de Eutheria no sobrepasaría los 91 millones de años, el rango de tiempo que representaría el género *Maelestes* (O'Leary *et al.* 2013).

Contrariamente, Meredith *et al.* (2011) y el comentario técnico de Bininda-Emonds y Purvis (2012) argumentan que la antigüedad de los Placentalia se remontaría a antes del Paleógeno. Al igual que el trabajo de O'Leary *et al.*(2013), la batería de argumentos sobre el tiempo de divergencia del clado también es amplia, pero las interpretaciones son diferentes. Esta discusión tuvo una primera aproximación en el 2007 con la investigación de Bininda-Emonds *et al.* (2007) que generó un primer superárbol de la filogenia de los mamíferos incorporando a 4.510 de las 4.554 especies mamalianas, reconocidas en ese momento. Estos autores indican que la primera separación es experimentada por los Monotremata 166,2 Ma atrás y posteriormente los Marsupialia y Placentalia hace 147,7 Ma atrás, señalando además que la rápida diversificación de los Órdenes en los Eutheria se habría realizado en un intervalo que va entre los 100 a 85 Ma, coincidiendo con el ascenso de las angiospermas.

De lo anterior se desprende el concepto central de "cuando se es algo diferente y cuándo se es relacionado". En taxonomía dependerá de los criterios adoptados y la naturaleza de los caracteres seleccionados (moleculares, morfológicos y paleontológicos). Por esto la definición de Mammalía varía en distintos trabajos. Además la situación de los caracteres no es rígida, ya que muchos de ellos pueden presentar una condición ambigua (plesiomórfica, apomórfica, simplesiomórfica, autapomórfica o sinapomórfica y especialmente la homoplásica) lo que contribuye a complejizar más aún el análisis de ellos.

En el caso de la utilización de los superárboles filogenéticos, si bien permiten disponer de una síntesis de las relaciones de los clados con la variable tiempo representada por la escala geológica, la

3. Es simplemente un taxón en un determinado nivel jerárquico, que representa la suma de los taxones reunidos, de hecho comienza con el nivel de especie.

4. No el gran grupo de los Mammaliformes, que son más antiguos y de origen discutible, y que no son Mammalia formalmente.

5. Tambiés *phenomics*, se define como la adquisición de los datos fenotípicos de alta dimensión en una amplia escala a nivel del organismo (Houle *et al*. 2010).

situación que define el origen de un clado determinado dependerá de la definición de la categoría que se utilice. Esto es de importancia crucial cuando se asigna el tiempo de origen de un linaje; por ejemplo *Juramai sinensis* (Lou *et al.* 2011) de una antigüedad que fluctúa entre los 160 a 165 Ma (Jurásico medio-tardío) y que es agrupado en la infraclase Eutheria, posee una fórmula dentaria idéntica a *Eomaia* de cinco premolares y tres molares para los "Eutheria del Cretácico". Los molares son tribosfénicos con características derivadas distintivas de los Eutheria tales como paracónulo, metacónulo incipiente sólo en M2, longitud de la preprotocresta más allá del paracono y longitud de la postprotocresta más allá del metacono. Se distingue de los molares mandibulares de los Metatheria porque éstos carecen de una quilla en el paracónido y una saliente en el hipoconúlido entre otros aspectos de la anatomía de las piezas dentales

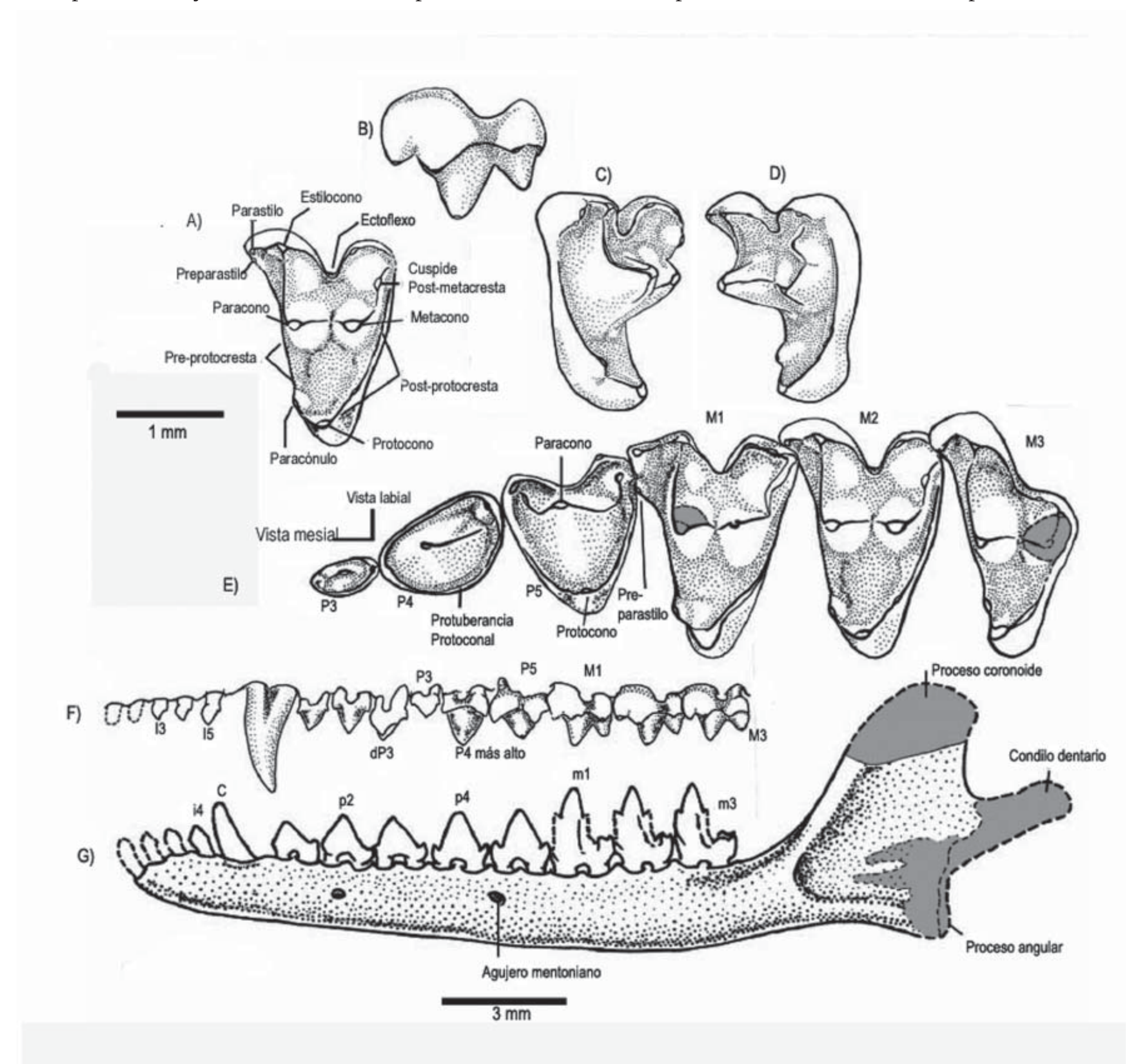


FIGURA 1. Piezas dentales y mandíbula de *Juramaia sinensis* eutherio del Jurasico medio-tardío. Segundo molar A) en vista distal, B), oclusal, C) labial, D) mesial, E) vista de las piezas dentales derechas del premolar 3 (P3) al molar 3 (M3), F) reconstrucción en vista labial de la dentición superior izquierda, G) fragmento del dentario con restauración de las piezas dentales. El color gris indica reconstrucción de las secciones óseas faltantes (Tomado y modificado de Luo *et al.* 2011).

(Figura 1) (véase información suplementaria en Nature doi:10.1038/nature10291). Sin embargo, a pesar de las similitudes dentales entre *Juramaia* y *Eomaia* este último posee caracteres transicionales entre Metatheria y Eutheria y además es más reciente, 125 Ma. (Ji *et al.* 2002).

Sin embargo, el problema no sólo radica en el nivel de análisis de los caracteres sino que, para el caso de los Placentalia, tal como su nombre lo indica, corresponde a los representantes Theria que exhiben placenta, conocidos como Eutheria, carácter no observable en los restos fósiles. Aquí surgen algunos problemas relacionados con el uso de la nomenclatura taxonómica. La literatura indica que Eutheria es sinónimo de placentado o Placentalia (Lillegran *et al.* 1987; Alférez 1990; Kardong 1999). No obstante, otros autores proponen nuevas categorías: Marsupialia Illiger, 1811 y Placentalia Owen, 1837 como Cohorte agrupados bajo la Supercohorte Theria, desechando Eutheria bajo el argumento que originalmente la designación de Gill 1872, para esta categoría, agrupaba a marsupiales y placentados (McKenna y Bell 1997). También Ax (1998), Meredith *et al.* (2011), Yu *et al.* (2012) utilizan Marsupialia y Placentalia como categorías de rango superior. En cambio Lou (2007) y O´Leary *et al.* (2013) indican que Eutheria incluye a Placentalia como una categoría subordinada. Mientras que Zhang *et al.* (2011) sitúa ambas categorías a nivel de infraclase, al igual que el sitio web *Integrated Taxonomic Information System* (ITIS).

Realizar un ordenamiento bajo las relaciones filogenéticas de los clados puede generar confusiones si se tratan las categorías de la misma manera, cuando en rigor se construyen bajo principios diferentes. Esto se observa en el trabajo de Archivald *et al*. (2011) y O´Leary *et al*. (2013) que incluyen a Placentalia como una categoría subordinada de Eutheria[6], lo que tiene implicancias al momento de indicar tiempos de origen del o de los clados. No obstante, estas diferencias nomenclaturales no resuelven la interrogante de cuándo se considera si un fósil es un Eutheria o sólo un Theria, condición necesaria al momento de establecer la antigüedad de divergencia del clado. A este respecto Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) señalan que la categoría Eutheria (=Placentalia) podría ser empleada para incluir taxones fósiles de los que se sospecha que están más estrechamente relacionados con los placentarios que con otros Mammalia. Lo anterior deja en evidencia que el momento considerado como condición de Eutheria, en el sentido más amplio, es ambiguo y, por tanto, la discusión acerca del origen de los Eutheria, tiene consecuencias cuando se adoptan los criterios que serán incorporados en los superárboles de la filogenia.

Calibración de los árboles filogenéticos

La calibración de los árboles filogenéticos es el punto de partida al momento de asignar el tiempo de divergencia de un clado. Para ello es fundamental disponer de datos fósiles y estratigrafía fechada en forma precisa. Esto es crucial al momento de determinar los puntos de divergencia de los clados, más aún cuando éstos vinculan datos moleculares con restos fósiles. A este respecto Douzery *et al.* (2003) en Benton *et al.* (2009) señalan que las divergencias a nivel intraordinal en los mamíferos no excede los 80 Ma para el ancestro común de los Placentalia. Sin embargo, como hemos visto, otros autores señalan valores mayores en varios millones de años para el origen del clado Placentalia. Por ejemplo, Bininda-Emonds *et al.* (2007) indican que el tiempo basal de diversificación de los Mammalia es 166,2 Ma y de los Placentalia es de 101,3±7,4 Ma, mientras que Meredith *et al.* (2011) estiman que la diversificación de los Mammalia es de 217,8 Ma, y 101,3 Ma para Placentalia. O´Leary *et al.* (2013) coinciden con Bininda-Emonds *et al.* (2007) en el valor de origen del clado Mammalia de 166,2 Ma, pero discrepan ampliamente con el valor de divergencia de los Placentalia, situándolos en 64,85 Ma en base a *Protungulatum donnae* que procede del Paleoceno temprano. La diferencia de divergencia de los Placentalia para algunos autores llega a 36,5 Ma (O´Leary *et al.* 2013).

¿En qué radica esta amplia diferencia de los momentos de divergencia? La respuesta está dada por el número de puntos de la calibración utilizados para la construcción del árbol. Al respecto, Benton *et al.* (2009) señalan que las fechas estimadas sobre fósiles para eventos de divergencia tienen errores asociados debido a las diferentes imperfecciones del registro fósil (es decir material fragmentario y la dificultad de

6. Más aún Archivald (2003) señala en forma textual "…The extant members of Eutheria and Methateria are Placentalia and Marsupialia, respectively…".

sus datación), además estos errores son raramente reconocidos, lo que es un aspecto sorprendente dado que las calibraciones son, por definición, el paso determinante en el análisis de la velocidad del reloj molecular. Esto puede ser corregido señalando el margen de error en las fechas. Por lo tanto, entregar un rango de edad (máximo y mínimo), en lugar de una fecha, es más adecuado y puede utilizarse para calibrar un reloj que refleje de esta manera el error asociado con la estimación paleontológica.

El problema del ancestro

Entonces, de acuerdo a lo expuesto, el problema del ancestro de los Placentalia (o Eutheria) se ciñe al criterio que el especialista elige para determinar cuándo es un placentado y cuándo no lo es. Dicho de otra forma, es una determinación sobre la base de la experiencia del investigador, que puede ser diferente a la de otro, como lo hemos visto. Además muchos de los caracteres utilizados son de origen continuo y son transformados en discretos para ser adecuados en cladística. El problema de ésto es que fuerza la naturaleza multivariante de muchos fenotipos, que en la práctica son tratados como univariantes (Rae 1998; González-José y Escapa 2010). A este problema se suma que la valoración de los superárboles filogenéticos debe ser tratada con cautela y ser considerada como una referencia. De hecho en la información suplementaria proporcionada por Bininda-Emonds *et al.* (2007), Lou *et al*. (2007), Meredith *et al.* (2011) y O'Leary *et al.* (2013), se evidencian diferencias en los índices de consistencia (CI), índices de homoplasia (HI) e índices de retención (RI) y que, además, en general son bajos, no sobrepasando, en casi todos los casos, el valor 0,5 para los superárboles.

En el contexto anterior, el trabajo de O´Leary *et al.* 2013, señala que la hipótesis de la antigüedad de la divergencia de los Placentalia en el Mesozoico, como señalan los análisis de los relojes moleculares utilizados, sugiere que al menos 29 linajes de mamíferos, incluyendo el basal de Primates y Rodentia, aparecen en el Cretácico tardío, sin embargo esta propuesta no tiene apoyo en la evidencia fósil. Claramente la ausencia de fósiles y la inferencias filogenéticas sin la robustez adecuada restan solidez al argumento de la antigüedad de la divergencia y diversificación del clado, situación que ha sido señalada en general para este tipo de aproximaciones en taxones puntuales (Cetáceos) en los Mammalia (Tiago *et al.* 2010).

CONCLUSIONES

Tanto el origen de los mamíferos como su jerarquización taxonómica son hipótesis de trabajo que están en constante revisión, tal como lo revela la movilidad de las categorías taxonómicas y las diferencias en el rango de la escala geológica, que en el caso de los placentados es mayor a 35 Ma condición que no puede obviarse ya que se relaciona a una serie de eventos climáticos y geológicos.

Un aspecto que debe ser considerado es que al momento de asignar grupos de organismos, ya sean fósiles o actuales, en categorías superiores es fundamental explicitar las razones en forma precisa. Esto resulta necesario en la situación de los Placentalia que son tratados como sinónimo de Eutheria (condición clásica) ó en los mamíferos euterios actuales y su ancestro común más reciente que son considerados como el grupo basal Placentalia y además son una categoría subordinada de Eutheria; esta situación de la categoría taxonómica hace una gran diferencia al momento de indicar el origen del clado, en este caso Eutheria que entendemos sinónimo de Placentalia. Más aún, comprobamos que la determinación de cuándo un fósil es un Eutheria finalmente radica en la decisión de un experto de acuerdo a su preferencia. Situación claramente delicada ya que muchas veces el tratamiento estadístico enmascara los resultados (Felsenstein 2001).

Esto nos indica la necesidad de ser cuidadosos al utilizar cualquier categoría taxonómica, más aún, existe la necesidad imperiosa de justificar la posición de un espécimen que define un clado u otro. En este contexto y comprendiendo que la cladística y la taxonomía operan con criterios diferentes, es fundamental que los análisis filogenéticos consideren la nomenclatura formal para la taxonomía del grupo en estudio, y si las hipótesis planteadas modifican la jerarquía taxonómica ya sea mediante un reordenamiento en los rangos o la proposición de nuevas categorías, éstos criterios deben ser explicitados de forma precisa.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. Richard Fariña de la Universidad La República (Uruguay) y la Dra. Karen Moreno de la Universidad Austral (Chile) por su revisión y valiosos comentarios que ayudaron a mejorar este manuscrito. También nuestra gratitud al Dr. Sven Nielsen de la Universidad Austral por facilitarnos bibliografía que estaba fuera de nuestro alcance y además contribuir en la discusión de las ideas desarrolladas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALFÉREZ, F.
1990 Mamíferos. En: Paleontología, Tomo 3, Volumen 1. Mamíferos (1ra parte), Ed: (Bermudo Meléndez), Editorial Paraninfo, Madrid, España. 383 p.
ARCHIVALD, J.D.
2003 Timing and biogeography of the eutherian radiation: fossils and molecules compared. Molecular Phylogenetics and Evolution 28: 350-359.
ARCHIVALD, J.D., Y. ZHANG, T. HARPER y R.L. CIFELLI
2011 *Protungulatum*, confirmed Cretaceous ocurrence of the otherwise Paleocene Eutherian (Placental?) mammal. Journal of Mammalian Evolution 18:153-161.
AX, P.
1998 La sistemática biológica. Servicio de Publicacións Universidade de Vigo. 172 p.
BENTON, M.P., C.J. DONOGHUE y R.J. ASHER
2009 Calibrating and constraining molecular clocks. En: The Timetree of Life. S.B. Hedges y S. Kumar (eds). Oxford University Press. P: 35-86.
BININDA-EMONDS, O.R.P., M. CARDILLO, K.E. JONES, R.D.E. MACPHEE, R.M.D. BECK, R. GRENYER, S.A. PRICE, R.A. VOS, J.L. GITTLEMAN y A. PURVIS
2007 The delayed rise of present-day mammals. Nature 446: 507-512.
BININDA-EMONDS, O.R.P. y A. PURVIS
2012 Comment on "Impacts on the Cretaceous terrestrial revolution and K-Pg extinction on Mammal diversification. Science 337: 34a.
DURBIN, J., S. FUNK, F. HAWKINS, D. HILLS, P. JENKINS, P. MONCRIEFF y F. RALAINASOLO
2010 Investigations into the status of a new taxon of *Salanoia* (Mammalia: Carnivora: Eupleridae) from the marshes of Lac Alaotra, Madagascar. Systematic and Biodiversity 8(3): 341-355.
FELSENSTEIN, J.
2001 The troubled growth of statistical phylogenetics. Systematic Biology 50(4):465-467.
GONZÁLEZ-JOSÉ, R. e I., ESCAPA
2010 Uso combinado de morfometría geométrica, cladística y modularidad en la evolución de los homínidos: implicaciones y dificultades metodológicas. Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural 2(8): 11-31.
HELGEN, K., M. PINTO, R. KAYS, L. HELGEN, M. TSUCHIYA, A. QUINN, D. WILSON y J. MALDONADO
2013 Taxonomic revision of the olingos (*Bassaricyon*), with description of a new species, the Olinguito. ZooKeys 324: 1-83.
HOULE, D., GOVINDARAJU, D.R. y S. OMHOLT
2010 Phenomics: the next challenge. Nature Reviews. Genetics 11: 855-865.
JI, Q., Z. LUO, C. YUAN, J.R. WIBLE, J. ZHANG y J.A. GEORGI
2002 The earliest known eutherian mammal. Nature 416: 816-822.
KARDONG, K.
1999 Vertebrados: anatomía comparada, función, evolución. Editorial McGraw Hill-Interamericana, Segunda Edición, 732 p.
KIELAN-JAWOROWSKA, Z., R.L. CIFELLI y Z. LUO
2004 Mammals from the age of dinosaurs: origins, evolution, and structure. Columbia University Press. 649 p.
LILLEGRAN, J.A., S.D. THOMPSON, B.K. McNAB y J.L. PATTON
1987 The origen of eutherian mammals. Biological Journal of the Linnean Society 32: 281-336.
LOU, Z., Z. KIELAN JAWOROWSKA y R.L. CIFELLI
2002 In quest for a phylogeny of mesozoic mamals. Acta Paleontologica Polonica 47 (1): 1-78.

LOU, Z.
2007 Transformation and diversification in early mammal evolution. Nature 450: 1011-1019.
LOU, Z., C. YUAN, Q. MENG y Q. JI
2011 A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. Nature 476: 442-445.
MCKENNA, M. y S. BELL
1997 Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York. 631 p.
MEREDITH, R.W., J.E. JANECKA, J. GATESY, O.A. RYDER, C.A. FISHER, E.C. TEELING, A. GOODBLA, E. EIZIRIK, T.L.L. SIMÃO, T. STADLER, D.L. RABOSKY, R.L. HONEYCUTT, J.J. FLYNN, C.M. INGRAM, C. STEINER, T.L. WILLIAMS, T.J. ROBINSON, A. BURK-HERRICK, M. WESTERMAN, N.A. AYOUB, M.S. SPRINGER y W.J. MURPHY
2011 Impacts on the cretaceous terrestrial revolution and K-Pg extinction on mammal diversification. Science 334: 521-524.
O'LEARY, M.A., J.I. BLOCH, J.J. FLYNN, T.J. GAUDIN, A. GIALLOMBARDO, N.P. GIANNINI, S.L. GOLDBERG, B.P. KRAATZ, Z. LUO, J. MENG, X. NI, M.J. NOVACEK, F.A. PERINI, Z.S. RANDALL, G.W. ROUGIER, E.J. SARGIS, M.T. SILCOX, N.B. SIMMONS, M. SPAULDING, P.M. VELAZCO, M. WEKSLER, J.R. WIBLE y A. L. CIRRANELO
2013 The placental mammal ancestor and the Post-K-Pg radiation of placentals. Science 339: 662-667.
RAE, T.C.
1998 The logical basis for the use of continuous characters in the phylogenetic systematic. Cladistics 14: 221-228.
RAUP, D.
1992 Extinction: bad genes or bad luck. W.W. Norton & Company, New York, London, 210 p.
REEDER, D.M., K.M. HELGEN y D.E. WILSON
2007 Global trends and biases in new mammal species discoveries. Occasional Papers. Museum of Texas Tech University 269:1-35.
TIAGO, B.Q. y C.R. MARSHALL
2010 Diversity dynamics: molecular phylogenies need the fossil record. Trends in Ecology and Evolution 25: 434-441.
WILSON, D.E. y D.M. REEDER
2005 Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference (3rd ed.), Johns Hopkins University Press, 2.142 p.
WILSON, D.E. y D. M. REEDER
2011 Class Mammalia Linnaeus, 1758. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa 3.148: 56-60.
YU, W., J. XU, Y. WU y G. YANG
2012 A comparative study of mammalian diversification pattern. International Journal of Biological Sciences 8(4): 486-497.
ZHANG, Z.-Q.
2011 Animal biodiversity: an introduction to higher-level classification and taxonomic richness. Zootaxa 3.148: 7-12.

Recibido: 27-julio-2013; Aceptado: 10-noviembre-2013; Administrado por Herman Núñez.